Die Ursache der verschiedenen Puppenfarbe bei Papilio machaon L.

Von **Rudolf Heuser, Kaiserslautern.**

I.

Jedem Züchter ist wohl schon aufgefallen, daß bei unserem Schwalbenschwanz *P. machaon* L. zwei verschieden gefärbte Puppenformen auftreten. Die eine davon ist in der Färbung sehr konstant und zeigt eine grüne Farbe mit gelber Zeichnung. Die zweite Form tritt meist in gelbgrauer Färbung auf. Doch finden sich darunter Puppen in verschiedenen Farbabstufungen von strohgelb bis gelblichweißgrau mit schwarzer Zeichnung

In der Literatur trifft man nun verschiedene Ansichten über die Ursache dieser Erscheinung. In „Berge-Rebel" 9. Aufl. ist über die Puppe folgendes gesagt: „Die Puppe ist grün (Sommergeneration) oder gelb (überwinternd) mit dicken Kopfenden. Auch Farbenanpassungen der Puppe nach ihrer Umgebung wurden beobachtet." Dazu Fußnote „Ent. Z. Gub. VII. p. 141. 158". Univ.-Prof. Dr. Fritz Lenz bringt bei „Osthelder" — „Die Schmetterlinge Südbayerns" [1]) über die Puppe folgende Angabe: „Die an Pflanzenstengeln angesponnenen Rp. liefern gelbgrüne Puppen, die an Steinen und Baumstämmen grauweiß gezeichnete."

Bei meinen jahrelangen Beobachtungen konnte ich nun feststellen, daß die oben erwähnten Angaben in dieser Form als Ursache der verschieden gefärbten Puppen n i c h t zutreffen.

Seit ungefähr 15 Jahren trage ich alle mir unterkommenden Raupen von *P. machaon* L. in der Hoffnung ein, einmal eine der begehrten Aberrationen dabei zu erhalten. Haben die Puppen den Falter entlassen, so bekommen die normal gezeichneten Tiere wieder die Freiheit. Es waren jedoch nicht tausende von Raupen, die ich jährlich eintrug, sondern durchschnittlich 30—50 Stck. So häufig wie z. B. bei Frankfurt a. M. und Magdeburg [2]) ist bei

[1]) Mitt. Münchener E. G. 15. Jahrg. Beil. S. 45.

[2]) Ent. Ztschr. 50. Jhrg. 128. 141. 218 ff.

uns in der Pfalz der Schwalbenschwanz nicht. Die Suche betrieb ich auch nicht systematisch, sondern mehr zufällig. Bei diesen Zuchten erhielt ich nun die grüne und die gelbgraue Puppenform sowohl bei der Sommergeneration, wie auch bei den überwinternden Puppen. Gelegentlich eines Vortrages im „Saarpfälzischen Verein für Naturkunde und Naturschutz Pollichia" im März 1935 konnte ich beide Puppenformen in der Ueberwinterung lebend mit Epidiaskop vorführen. Eine Bindung der Puppenfarbe an die Generation ist nach dem Beobachtungsergebnis also ausgeschlossen.

Ebensowenig konnte ich in der langen Beobachtungsreihe eine individuelle Anpassung der Puppen an ihre Umgebung feststellen. In meinem Zuchtkasten erfolgte die Verpuppung aller Tiere in der gleichen Umgebung und doch fanden sich stets die beiden Puppenformen. Das gleiche Ergebnis stellte ich bei meinen Puppenfunden in der freien Natur fest. Schon mehrmals habe ich die Puppen im Herbst in grüner und gelbgrauer Form an Pflanzenstengeln angesponnen aufgefunden. Puppen der Sommergeneration fand ich in der freien Natur noch nicht.

Weiter muß ich noch feststellen, daß der Falter bei uns nur in einer teilweisen zweiten Generation auftritt. Die meisten Raupen, die ich im Juni eintrug, ergaben zwar eine zweite Generation. Es fanden sich aber auch solche darunter, die den Falter nicht im Juli-August entließen, sondern überwinterten und erst im Mai nächsten Jahres den Falter lieferten. Es waren dies, wahrscheinlich zufällig, stets besonders große Weibchen. Trotzdem glaube ich an eine gelegentliche dritte Generation bei uns. Dafür spricht, daß ich 1933 noch Anfang Oktober ein Weibchen auf Stoppelfeldern bei der Eiablage beobachtete.

II.

Bei den Schmetterlingen wird leider meist nur das erbmäßige Erscheinungsbild beim Falter betrachtet. Aber gerade solche Arten, die sich in ihren Färbungs- und Zeichnungsanlagen beim Falter sehr konstant erweisen, zeigen in ihrem Raupen- oder Puppenstadium auf dem gleichen Gebiete oft große Differenzierungen. Um das vollständige phänotypische Erbbild einer Art zu erhalten, ist es notwendig, die Erscheinungsbilder einer jeden Entwicklungsstufe in allen Lebensstadien zu betrachten. Nicht nur der Falter trägt genotypische Erbmerkmale zur Schau,

sondern auch die Eier, die Raupen und die Puppen zeigen solche, die dann der Art in besonderen Lebenslagen oft zu ihrer Erhaltung nützlich sind. Eine erbmäßige Veranlagung tritt ja auch nicht bei allen Individuen einer Art phänotypisch in Erscheinung, was bei den Schmetterlingen oft besonders auffällig vorkommt und daher den Züchtern bekannt ist. Das Erscheinungsbild richtet sich nach den individuellen Erbanlagen jedes einzelnen Tieres. Unter diesem Gesichtspunkt ist auf Grund meiner Beobachtung auch die verschiedene Puppenfarbe bei *P. machaon* L. zu betrachten und so wird die Erscheinung ihre Erklärung wohl nur in historischen Ursachen finden können.

III.

Bei der Annahme, daß die Art in ihrem in historischer Zeit einheitlichen großen Verbreitungsgebiet[1]) in zwei oder vielleicht auch in mehreren Generationen auftrat, kann wohl die Puppe der Sommergeneration grün gewesen sein, da ihr dies Kleid zu dieser Zeit in ihrer Umgebung den besseren Schutz bietet. Die gelbe Farbe wird wohl aus dem gleichen Grunde der überwinternden oder die Trockenzeit überdauernden Puppe eigen gewesen sein. In den folgenden verschiedenen Eiszeitperioden wurde dann das Verbreitungsgebiet der Art in verschiedene getrennte Fluggebiete (Habitate) geteilt. In einem Habitat verlor die Art durch klimatische Bedingungen die Eigenschaft, in zwei oder mehreren Generationen zu erscheinen, so wie dies auch heute noch im nördlichen Verbreitungsteil der Art der Fall ist. In einem anderen Verbreitungsteil, dort wo ihr noch die alten Lebensbedingungen geboten waren, wurde diese Eigenschaft erhalten. Es wäre dann also der Zustand eingetreten, daß das seither einheitliche Verbreitungsgebiet der Art in verschiedene Habitate aufgeteilt war, in denen sich Rassen mit verschiedenem Genbestand und ausgesprochenen erblichen Anpassungsmerkmalen an das Klima und den Standort entwickelten.[2]) In einem abgetrennten Verbreitungsteil war die Art also einbrütig geworden und hatte dann auch wohl nur e i n e der beiden vorher an die Generation gebundenen Puppenfarben. In einem anderen Verbreitungsteil hatte die Art auch weiterhin die Gelegenheit, in zwei oder vielleicht auch mehreren Generationen zu erscheinen und

[1]) Caradja Entom. Rdsch. 1933. 17. „Gedanken über Herkunft und Evolution der europäischen Lepidopteren."

[2]) Kühn, Naturwiss. 1. 35.

erhielt sich dort auch die an die Generation gebundene Puppenfarbe. — Aus der Literatur sind mir leider keine Ergebnisse bekannt, wie sich die Nachkommen aus einer horadimorphen Kreuzung in Bezug auf die beiden elterlichen Eigenschaften verhalten. Interessant wäre es sicher z. B. das Verhalten der Nachkommen aus einer Kreuzung von Araschnia levana x prorsa zu kennen. Das Experiment wäre praktisch sicher möglich und bestimmt in seinem Ergebnis sehr aufschlußreich. — Es ist natürlich auch genau so gut möglich, daß zuerst nur eine Puppenfarbe, entweder grün oder wahrscheinlich dann gelb, arteigen war und daß sich die Art die zweite Puppenfarbe erst nach der Trennung ihres einheitlichen Verbreitungsgebietes in verschiedene Habitate in irgendeinem abgetrennten Fluggebiet erworben hat. Daß die auf dem Wege über Genmutation in Verbindung mit der Auslese zustande kommende Klimaanpassung der Rassen erblich ist, wird als erwiesen betrachtet.[1]) Sehr interessant sind in diesem Zusammenhang auch Ergebnisse von Untersuchungen an Pieriden durch Dr. Lorkovic,[2]) wobei derselbe zusammenfassend feststellt: „Es muß aber stets im Auge behalten werden, daß die verschiedene Einstellung des Grundumsatzes (Heller) verschiedene Entwicklungsdauer und Entwicklungsgeschwindigkeit mit sich bringt. Deshalb werden sich bei derselben Temperatur aus den Puppen mit tief eingestelltem Umsatz ausgesprochenere Kälteformen entwickeln als aus Puppen mit hoch eingestelltem Umsatz, u. s. f.". Die Einstellung des Grundumsatzes ist aller Wahrscheinlichkeit nach eine erbliche Eigenschaft und das Merkmal, ob hoch oder tief eingestellt, ist dann vorher wohl entweder an die Generation einer Art oder an eine Rasse gebunden gewesen. Dort wo in einer Population verschiedene Grundeinstellungen in einer Generation individuell verteilt vorkommen, liegt nach dieser Annahme dann eine Rassenmischung in derselben vor, welche wohl auf demselben Wege zustande gekommen sein kann, wie im Sinne dieser Abhandlung das gleichzeitige Auftreten der verschiedenfarbigen Puppen bei *P. machaon* L. seine Erklärung findet.

Als in den nacheiszeitlichen Wärmeperioden die natürlichen Schranken zwischen den seither getrennten Verbreitungsgebieten wieder gefallen waren, hatten die in der Trennungszeit gebildeten

[1]) Goldschmidt, Naturwiss. 11. 35.

[2]) Unterschiede zwischen homo- und heterodynamer Entwicklung bei den Insekten. Jahrbuch der Universität Zagreb 1929.

Rassen, mit ihren verschiedenen, seither klimatisch bedingten Erbfaktoren, nun Gelegenheit sich zu vermischen. Auf diese Weise kann dann die Eigenschaft der verschiedenfarbigen Puppe, welche vorher getrennt, Eigenschaft einer Generation oder einer Rasse war, zum Erbgut der Art geworden sein. Auf die gleiche Weise erklärt sich dann auch die noch heute bei uns nur teilweise zweite Generation, welcher Zustand zweifellos in unserem Klima arterhaltend wirkt und deshalb auch noch nicht durch die stets wirkende Selektion ausgelöscht wurde. Bei der großen Flugfähigkeit der Tiere ist es sogar wahrscheinlich, daß der Mischungsprozeß bei der Art heute noch nicht abgeschlossen ist.

Zu der eingangs angeführten Angabe von Univ.-Prof. Dr. Lenz wäre vielleicht noch folgendes zu sagen: Die Erblichkeit der Art und Weise, wie die Raupen einzelner Arten in die Verpuppung gehen, ist ja nicht bestritten. So wie ein Teil der Arten den Weg zur Verpuppung in die Erde wählt, oft auf arteigen sehr charakteristische Weise, andere wieder sich einspinnen am Boden, an Bäumen usw., so ist es wohl möglich, daß die Raupe von *P. machaon* L. mit der Erbeigenschaft einer bestimmten Puppenfarbe auch die Eigenschaft ererbt hat, ihren geeigneten Ort zur Verpuppung zu wählen. Wenn beide Eigenschaften, Farbe und die Wahl des Verpuppungsortes, miteinander korreliert vererbt werden, so wäre dies ja leicht nachzuprüfen. Eine individuelle Anpassung der Puppe an den Verpuppungsort ist ausgeschlossen. Nicht die Puppe paßt sich ihrer Umgebung an, sondern die Raupe mit bestimmten Erbeigenschaften wird sich ihren geeigneten Ort zur Verpuppung wählen und ihrer ererbten Art und Weise gemäß zur Verpuppung schreiten. Findet die Raupe den ihr geeigneten Ort zur Verpuppung nicht, so wird sie sich eben auch in der freien Natur, genau so wie in der Gefangenschaft, an einem anderen Ort zur Verpuppung anspinnen. Dies geschieht dann aber, da von anderen Bedingungen bestimmt, ganz unabhängig von dem Erbfaktor Puppenfarbe. Daß dies geschieht läßt aber vermuten, daß die Wahl des Verpuppungsortes und die Puppenfarbe nicht korreliert vererbt werden.